

Dinâmica dos reservatórios de carbono estrutural e não estrutural em arbóreas de ecossistemas costeiros (manguezal e restinga) frente às oscilações temporais do clima

 [Karina Tiussi Batisti Knupp](#)¹,  [Bernardo Pretti Becacici Macieira](#)¹, e  [Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol](#)^{1,2}

Como citar: Knupp, K.T.B., Macieira, B.P.B. & Cuzzuol, G.R.F.. 2021. Dinâmica dos reservatórios de carbono estrutural e não estrutural em arbóreas de ecossistemas costeiros (manguezal e restinga) frente às oscilações temporais do clima. Hoehnea 48: e1072019. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-107/2019>

ABSTRACT - (Structural and non-structural carbon reservoirs dynamics in trees of coastal ecosystems (mangrove and restinga) in the face of seasonal climate variations). How plants will respond to climate change in carbon partition is still uncertain, particularly in trees of coastal ecosystems (mangrove and restinga) in southeastern Brazil where temperature and rainfall are expected to rise until the end of this century. The aim of this study was to provide an understanding of the dynamics of partitioning carbon reservoirs in frequent species of mangrove and restinga vegetation, in the seasons marked by climatic contrasting (dry and rainy season). For mangrove species, carbon partition was not influenced by seasonal climate variation. For restinga species, higher levels of NSC and cellulose occurred in the rainy season, suggesting possible accumulation of these carbon reservoirs in restinga vegetation in response to temperature and rainfall rise.

Keywords: celulose, hemiceluloses, lignin, restinga, soluble sugars

RESUMO - (Dinâmica dos reservatórios de carbono estrutural e não estrutural em arbóreas de ecossistemas costeiros (manguezal e restinga) frente às oscilações temporais do clima). Como as plantas irão responder as mudanças climáticas na partição de carbono ainda é incerto, particularmente em arbóreas de ecossistemas costeiros do sudeste do Brasil onde são previstas elevação de temperatura e chuvas até o final deste século. O objetivo deste estudo foi proporcionar uma compreensão da dinâmica de partição dos reservatórios de carbono em espécies frequentes da vegetação de manguezal e de restinga, nas estações do ano marcadas por contrastantes climáticos (estação seca e chuvosa). Para as espécies de manguezal, a alocação do carbono não foi influenciada pela variação temporal do clima. Já para as espécies de restinga, maiores teores de CNE e de celulose ocorreram na estação chuvosa, sugerindo possível acúmulo destes reservatórios de carbono na vegetação de restinga em resposta à elevação de temperatura e chuvas.

Palavras-chave: açúcares solúveis, celulose, hemiceluloses, lignina, restinga

Introdução

As mudanças do clima vêm-se intensificando nos últimos anos, colocando em risco a biodiversidade do planeta (Felton 2016). A temperatura média da atmosfera terrestre deverá aumentar neste século com possíveis implicações nos regimes de precipitação e temperatura, e na frequência de eventos climáticos extremos (IPCC 2017). Projeções para 2041-2070 indicam aumento de temperatura de 1,5-2 °C e de chuvas em 15-20% para a região sudeste do Brasil, podendo trazer sérios riscos para o bioma floresta Atlântica (Scarano & Ceoto 2015). Incluindo a vegetação dos ecossistemas costeiros manguezal e restinga, componentes desse bioma tropical.

A vegetação de manguezal compreende espécies halófilas estabelecidas em áreas de estuários nas regiões tropicais e subtropicais do globo terrestre onde se desenvolve uma diversificada fauna aquática (Clough 2013). A vegetação de restinga abriga plantas xeromórficas ocupando 80% da costa brasileira (Scarano & Ceoto 2015).

As mudanças dos regimes de temperatura e precipitação para as próximas décadas exigirão das plantas adaptações imediatas em sua fisiologia e morfologia ou, migrações para outras regiões do globo (Dyderski *et al.* 2017). Dessa forma, o sucesso da sobrevivência e perpetuação da vegetação nativa em um cenário de mudanças climáticas vai depender, em parte, da capacidade de suas espécies em ajustar os reservatórios de carbono entre os órgãos fonte e dreno (Martínez-Vilalta *et al.* 2016). A longo prazo, as plantas não sobreviverão se os reservatórios de carbono não atenderem às demandas imediatas do metabolismo e do crescimento (Dietze *et al.* 2014).

A maior parte do carbono assimilado pela fotossíntese, e não utilizado imediatamente no metabolismo e crescimento, é armazenada na forma de reservatórios de carbono estruturais compondo microfibrilas de celulose, hemiceluloses e ligninas de parede celular (Schädel *et al.* 2009). Esses polissacarídeos de parede celular (PPC) compreendem 40-60% da massa seca das plantas (Thomas & Martin 2012) e 70-90% dos reservatórios de carbono total (Körner, 2009). Devido a sua elevada

1. Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Departamento de Ciências Biológicas, 29075-910 Vitória, ES, Brasil

2. Autor para correspondência: gcuzzuol@gmail.com

representatividade na biomassa vegetal, os PPC têm sido reconhecidos como componentes-chave no funcionamento de ecossistemas (McDowell *et al.* 2013, Richardson *et al.* 2013). Uma menor fração do carbono é armazenada na forma de carboidratos não estruturais (CNE; glicose, frutose, sacarose, açúcares álcoois, amido e, dependendo da espécie, frutanos) apresentando diferenças quantitativas e qualitativas em nível taxonômico (Körner 2009). Os CNE chegam a representar 10-30% da massa seca total de arbóreas tropicais e dos reservatórios de carbono (Würth *et al.* 2005, Martínez-Vilalta *et al.* 2016).

A influência das variações climáticas na dinâmica dos reservatórios de carbono estruturais tem recebido atenção limitada. As poucas informações sobre o assunto indicam que as proporções dos polímeros de parede celular (PPC) estão sujeitas às variações do ambiente (Le Gall *et al.* 2015). Alguns casos denotam aumento da deposição de lignina em detrimento das hemiceluloses sob restrição hídrica e elevada temperatura (Vanholme *et al.* 2010, Hamann 2012). De maneira geral, as celuloses não são influenciadas pelas variações ambientais (Le Gall *et al.* 2015). Algumas evidências sugerem aumento das hemiceluloses sob elevado CO₂ (Schädel *et al.* 2009) e certa ciclagem sob condições ambientais desfavoráveis ao crescimento (Hoch 2015).

Diferente do carbono estrutural, as relações dos CNE (açúcares solúveis + amido) com as variações climáticas têm recebido maior atenção, particularmente nos últimos anos. A alocação dos teores de CNE informa muito sobre as estratégias de adaptação das plantas em relação aos recursos naturais, sendo de importância crucial no entendimento da sobrevivência e crescimento das plantas em seus ecossistemas (Martínez-Vilalta *et al.* 2016).

Os CNE desempenham funções distintas na planta. O amido é um composto puramente de armazenamento, enquanto os açúcares solúveis (oligossacarídeos) desempenham uma diversidade de funções atendendo as necessidades imediatas da respiração celular, crescimento e defesa (Martínez-Vilalta *et al.* 2016). Além dessas atribuições, os CNE funcionam como sinalizadores das variações ambientais (Liu *et al.* 2018). Juntamente com outros compostos de baixo peso molecular e íons inorgânicos, os açúcares solúveis (AS) estão envolvidos na manutenção do turgor (Hummel *et al.* 2010). Os AS agem, ainda, como mensageiros chave do metabolismo e regulação da biomassa (Martínez-Vilalta *et al.* 2016) sendo reconhecidos como componentes-chave na modelagem de árvores e funcionamento de ecossistemas (McDowell *et al.* 2013, Richardson *et al.* 2013). E, particularmente, quando os fatores ambientais se tornam limitantes para o crescimento (Dietze *et al.* 2014, Körner 2015).

A dinâmica sazonal dos CNE tem sido amplamente estudada na maioria dos ecossistemas florestais. Hoch (2015) constatou em decíduas de regiões temperadas maiores teores de amido e AS em folhas no início do verão. Já nas perenes coníferas nenhuma diferença sazonal foi detectada. Para as florestas tropicais, Würth *et al.* (2005) relataram aumento dos CNE na estação seca (período de dormência) e diminuição na estação chuvosa (estação de crescimento) em 17 espécies arbóreas. Em se tratando da dinâmica dos reservatórios de

carbono em espécies costeiras, o conhecimento frente às variações sazonais é praticamente inexistente.

As zonas úmidas costeiras existentes na interface entre a terra e o mar, são altamente vulneráveis às mudanças climáticas por estarem localizadas sob forte influência da elevação do mar (McKee *et al.* 2012). A perspectiva é de que alterações nos regimes de temperatura e precipitação modifiquem sensivelmente a estrutura e a função dos ecossistemas costeiros (Gabler *et al.* 2017), com possíveis implicações na alocação do carbono na vegetação de manguezal e de restinga (Buckeridge *et al.* 2007). Por isso, uma investigação de possíveis efeitos das mudanças temporais de temperatura e de precipitação na dinâmica dos reservatórios de carbono em vegetação de manguezal e de restinga se torna imprescindível numa perspectiva de um cenário de mudanças climáticas em andamento.

Considerando que o solo de manguezal é bem suprido de água o ano inteiro em relação ao de restinga (Clough 2013), hipotizamos que: i) os teores de CNE e PPC das espécies de restinga sejam mais influenciados pelas variações temporais do clima em relação às espécies de manguezal. Considerando ainda que os CNE (Würth *et al.* 2005) e a lignina (Le Gall *et al.* 2015) de algumas espécies aumentam sob restrição hídrica, e que certa ciclagem das hemiceluloses acontece sob maior disponibilidade de água em outras espécies (Le Gall *et al.* 2015); ii) que os teores de CNE e lignina das espécies de restinga aumentem na estação de baixa precipitação, e de que suas hemiceluloses declinem na estação chuvosa marcada pela retomada do crescimento. Para testar estas hipóteses conduzimos esse estudo com o objetivo de determinar os teores dos CNE e PPC em órgãos fonte (folhas) e dreno (caule) em espécies frequentes da vegetação desses dois ecossistemas costeiros da região sudeste do Brasil, nas estações do ano marcadas por precipitações e temperaturas contrastantes.

Material e métodos

Área de estudo e espécies selecionadas - A área de estudo do ecossistema de manguezal fica localizada na Estação Ecológica Municipal Ilha do Lameirão (EEMIL) (20°15'00,6"S e 40°19'08,6"W) da cidade de Vitória, Estado do Espírito Santo (ES), Brasil, ocupando uma área de 18 km². Para a área de estudo do ecossistema de restinga escolhemos o Parque Estadual Paulo César Vinha (PEPCV) (20°35'47,7"S e 40°25'26,5"W), localizado na cidade de Guarapari, ES. O Parque possui uma área de aproximadamente 1.500 ha e representa um dos mais importantes fragmentos de restinga do Estado do ES. As duas áreas de estudo estão distantes entre si num raio de 40 km. Segundo a classificação de Köppen (1948), o clima das duas áreas é tropical, sendo do tipo Aw - quente e úmido, e temperatura média anual de 25 °C e precipitação anual média de 1.800 mm (Incapar 2011). Os meses de outubro a dezembro são os mais chuvosos e quentes, e os meses de maio a agosto, os mais secos e frios. Os dados meteorológicos de precipitação e temperatura foram fornecidos pela Estação Meteorológica Automática do Instituto Capixaba de Pesquisa Assistência Técnica e Extensão Rural (Incapar) localizado no campus da Universidade Federal do Espírito Santo em Vitória, ES, próxima às duas áreas de estudo.

No ecossistema de manguezal foram demarcadas as espécies *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* (L.) (Rhizophoraceae) dominantes na EEMIL e formando zonas mono-específicas e heteroespecíficas (Carmo *et al.* 1998). Diante dessa característica, na vegetação de restinga também foram demarcadas apenas três espécies: *Clusia hilariana* Schltdl (Clusiaceae), *Protium icicariba* (DC.) Marchand (Burseraceae) e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez (Lauraceae) tendo como critério a abundância dessas espécies ocorrentes na formação não inundável e aberta de *Clusia* do PEPCV (Pereira 2003). Em cada ecossistema foram demarcados cinco indivíduos adultos por espécie, em uma parcela de 100 × 10 m, de uma zona heteroespecífica do manguezal da EEMIL e outra parcela, nas mesmas dimensões, na formação não inundável e aberta de *Clusia* da restinga do PEPCV. Os indivíduos foram escolhidos de forma não sistemática buscando a homogeneidade quanto às dimensões estruturais e contendo folhas sem sintomas de herbivoria e de clorose. No manguezal os indivíduos apresentavam, em média, 10 ± 3 m de altura e 20,7 ± 5 cm de diâmetro em 1,5 m acima do solo. Na restinga, os indivíduos apresentavam, em média, 3 ± 1 m de altura e 14,3 ± 3 cm de diâmetro.

As coletas de material vegetal (amostras de folhas e caule) aconteceram em junho de 2016 (estação seca) e fevereiro de 2017 (estação chuvosa), nos mesmos indivíduos dentro de cada estação do ano. Na estação seca de 2016, a temperatura média registrada para a região foi de 27 °C, variando da mínima de 22 °C e máxima de 31 °C. A precipitação acumulada neste período correspondeu a 53,6 mm. Enquanto na estação chuvosa de 2017, a temperatura média foi de 25 °C (mínima de 20 °C e máxima de 30 °C) e a precipitação acumulada de 103,4 mm. A variação de temperatura e precipitação entre as duas estações do ano na região de estudo é considerada uma anormalidade que vem ocorrendo desde 2013. O esperado seriam valores mais elevados na estação chuvosa quando a precipitação costuma ser o triplo e a temperatura 5 °C a mais (Incaper 2019).

Em junho de 2016 e fevereiro de 2017, ramos marginais e basais da copa e expostos ao pleno sol foram removidos com o auxílio de um podão aéreo e coletadas as folhas (± 20 folhas por indivíduo em cada estação) do terceiro-quarto nó apical dos ramos. Para as análises do caule, foram retirados segmentos caulinares (duas amostras caulinares por indivíduo em cada estação), a 1,5 m acima do solo, com auxílio de um trado de incremento manual. Antes disso, a casca foi removida. Segmentos caulinares foram retirados de uma profundidade de 5-7 cm da superfície do caule. As amostras foliares e caulinares foram armazenadas em caixa térmica contendo gelo seco e, transportadas para o laboratório onde foram armazenadas em ultrafreezer a -80 °C. Posteriormente, as amostras foram liofilizadas e pulverizadas em moinho de bola (Modelo TE-350, TECNAL, São Paulo, Brasil).

Carboidratos não estruturais (CNE) - Os CNE foram determinados pela soma dos açúcares solúveis (AS) + amido (Martínez-Vilalta *et al.* 2016) sendo que os AS foram determinados pelo método fenol-sulfúrico (Dubois *et al.* 1956, Pollock 1986) e o amido pelo método de Amaral *et al.* (2007)

e Arenque *et al.* (2014). Do extrato de AS, determinamos o teor de sacarose (Riazi *et al.* 1985), e subtraindo a sacarose dos AS estimamos os teores de glicose + frutose.

Polímeros de parede celular (PPC) - A determinação de celulose foi realizada de acordo com Brendel *et al.* (2000) e das hemiceluloses seguiu o protocolo de Schädel *et al.* (2010) com modificações onde a extração enzimática do amido foi substituída pelo dimetilsulfóxido (DMSO) 90% (Carpita & Kanabus 1987). Para a determinação de lignina adotamos o método de Dos Santos *et al.* (2008).

Análise estatística - As médias das amostras de folhas e caule das espécies foram comparadas entre as estações do ano (estação seca e chuvosa) e entre as espécies, dentro de cada ecossistema, aplicando a análise de variância (ANOVA) e posteriormente submetida ao teste Tukey ao nível de 5% ($P < 0.05$) de significância pelo Programa Assistat 7.7 beta (2014), UAEG-CTRN-UFCG, Campina Grande, PB. Antes de executar a ANOVA, foi aplicado o teste de Shapiro-Wilk para testar a homogeneidade da distribuição normal e variância das médias. Para as médias das variáveis que mostraram diferenças significativas entre as estações do ano, foi aplicado o índice de plasticidade (IP) conforme Valladares *et al.* (2006). O IP é calculado pela diferença entre os valores médios máximo e mínimo de cada tratamento, dividido pelo valor máximo. Quanto mais próximo de 1, maior a plasticidade da variável.

Resultados

Carboidratos não estruturais (CNE) - Em uma visão geral, os CNE e seus componentes (AS e amido) de folhas e caule das espécies de manguezal não variaram entre as estações do ano (figuras 1 a-b, e-f, i, j). Diferentemente, os CNE e seus componentes (AS e amido) das espécies de restinga foram influenciados pelas variações temporais do clima (figuras 1 c-d, g-h, k-l) com maiores valores ocorrendo na estação chuvosa. Comparando os órgãos vegetativos, os teores de CNE e AS de folhas das espécies dos dois ecossistemas (figuras 1 a, c, e, g) mostraram-se superiores aos valores observados em seus caules (figuras 1 b, d, f, h). Em uma análise qualitativa entre as espécies dos dois ecossistemas, pode-se notar elevado teor médio dos CNE, AS e amido de folhas e caules das espécies de restinga (figuras 1 c-d, g-h, k-l) em relação às espécies de manguezal (figuras 1a,b,e,f,i,j).

Os teores de CNE em folhas (figura 1a) e caule (figura 1b) das espécies de manguezal representaram, aproximadamente 10 e 8%, respectivamente, de suas massas secas (MS), nas duas estações do ano. Para as espécies de restinga, os valores de CNE de folhas (figura 1c) da estação seca aumentaram 68% na estação chuvosa. No caule (figura 1d), esse aumento foi superior (90%). Esses resultados refletiram na maior plasticidade (IP) dos CNE do caule das espécies de restinga em relação as folhas (figuras 1c,d). Comparando as espécies dos dois ecossistemas, os teores médios dos CNE de folhas e caules das espécies de restinga mostraram-se superiores aos valores das espécies de manguezal. Outro destaque consistiu nas folhas das espécies dos dois ecossistemas mostrarem teores de CNE superiores ao do caule.

Como os CNE, os teores dos AS do órgão fonte (figura 1e) e dreno (figura 1f) das espécies de manguezal também não foram influenciados pelas variações temporais do clima.

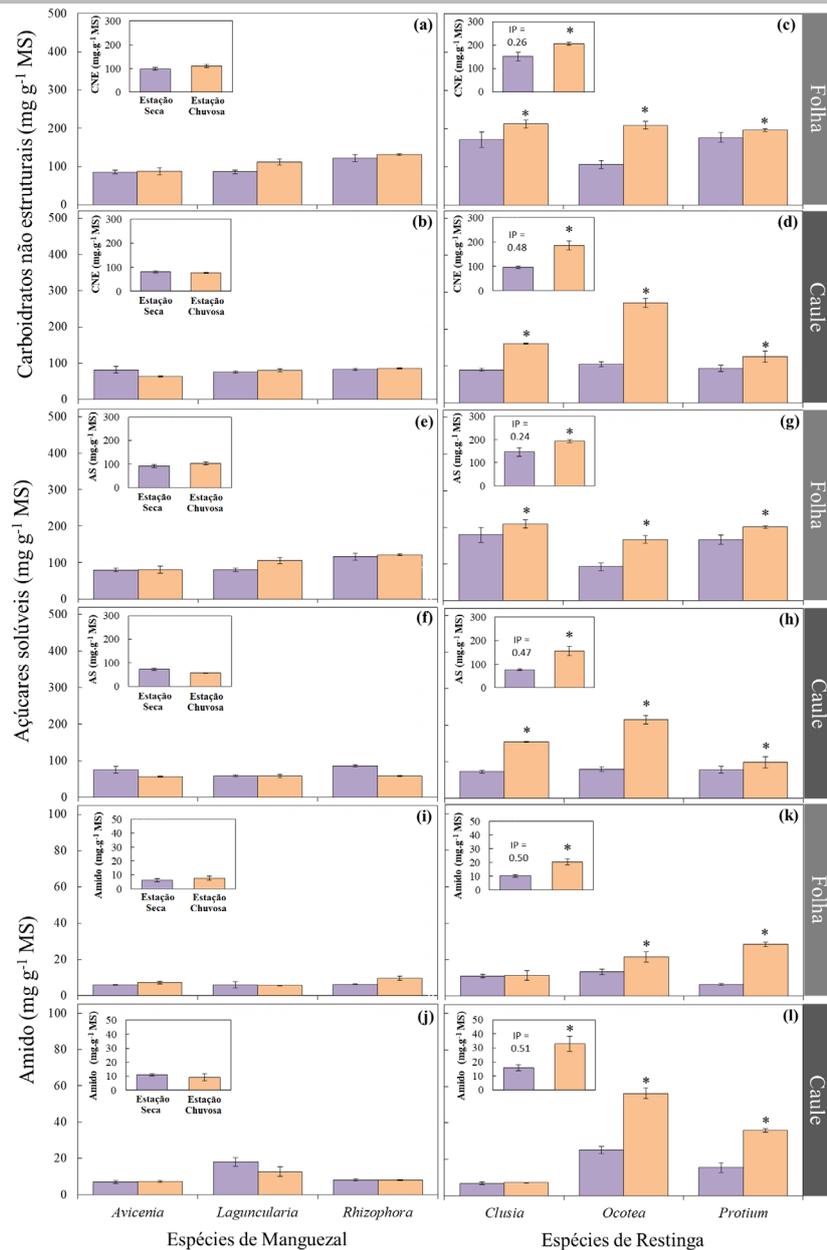


Figura 1. Concentrações de carboidratos não estruturais (CNE) em três espécies arbóreas da vegetação do ecossistema manguezal (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn e *Rhizophora mangle* L.) e restinga (*Clusia hilariana* Schldtl, *Protium icariba* (DC.) Marchand e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) da região sudeste do Brasil. As coletas foram realizadas na estação seca (■) de 2016 e estação chuvosa (■) de 2017. O gráfico (a) é CNE foliar e (b) é CNE caulinar das espécies de manguezal; (c) é CNE foliar e (d) é CNE caulinar das espécies de restinga; o gráfico (e) é açúcares solúveis (AS) foliar e (f) é AS caulinar das espécies de manguezal; (g) é AS foliar e (h) é AS caulinar das espécies de restinga; o gráfico (i) é amido foliar e (j) é amido caulinar das espécies de manguezal; (k) é amido foliar e (l) é amido caulinar das espécies de restinga. Os gráficos menores e sobrescritos representam a média das concentrações de CNE, AS e amido foliar e caulinar das espécies da vegetação de cada ecossistema, na estação seca e chuvosa. A barra vertical representa o erro padrão da média ($n = 5$ por espécie e $n = 15$ por estação do ano). Dois asteriscos representam diferenças significativas entre as estações do ano ($P < 0.05$, análise de variância (ANOVA) com teste de Tukey).

Figure 1. Non-structural carbohydrates (NSC) concentrations in leaf and stem of three mangrove trees (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn and *Rhizophora mangle* L.) and three restinga trees (*Clusia hilariana* Schldtl, *Protium icariba* (DC.) Marchand e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) ecosystem of south-eastern Brazil in dry season (■) of 2016 and rainy season (■) of 2017. The graphic (a) is leaf CNE and (b) is stem CNE of mangrove species; (c) is leaf CNE and (d) is stem NSC concentrations of restinga species; the graphic (e) is leaf soluble sugars (SS) and (f) is stem SS of mangrove species; (g) is leaf SS and (h) is stem SS concentrations of restinga species; the graphic (i) is leaf starch and (j) is stem starch of mangrove species; (k) is leaf starch and (l) is stem starch concentrations of restinga species. The smaller and overwritten graphs represent the means of NSC, SS and starch concentrations in leaf and stem in dry and rainy season in each ecosystem. The vertical bars represent the standard error of the mean ($n = 5$ by species and $n = 15$ by season of year). Two asterisks represent significant differences between the seasons ($P < 0.05$, analysis of variance (ANOVA) with Tukey's test).

Os teores dos AS em folhas (figura 1e) e caules (figura 1f) das espécies de manguezal representaram, respectivamente, 10 e 6,5% MS. Para as espécies de restinga, variações temporais dos AS ocorreram nos dois órgãos vegetativos com maiores valores na estação chuvosa. Nas folhas, o teor de AS (figura 1g) mostrou-se 26% maior em relação a estação seca enquanto no caule foi, aproximadamente, 90% maior (figura 1h). Com isso, o IP dos AS caulinar das espécies de restinga mostrou-se maior em relação as folhas (figuras 1g,h). Para as espécies de manguezal, os teores de AS das espécies de restingas mostraram-se superiores (figuras 1a,b,c,d). Dentre os componentes dos CNE, os AS representaram a maior fração correspondendo 80-97% dos CNE foliares e caulinares (figura 3a). Como constatado com os teores de CNE, os AS de folhas dos dois ecossistemas compreenderam a maior fração dos CNE em relação ao caule. Nenhuma variação temporal dos AS foi constatada nas espécies de manguezal. Se por um lado a fração de AS em folhas das espécies de restinga mostrou-se superior na estação seca, por outro lado, essa fração de CNE parece não ter sido influenciada pelas variações do clima entre as duas estações do ano (figura 3a).

Os teores de amido em folhas (figura 1i) e caule (figura 1j) das espécies de manguezal representaram uma fração muito pequena da massa seca ($\leq 1\%$ MS) e sem variação temporal. Para as espécies de restinga, os teores de amido também foram baixos ($\leq 3,3\%$ MS), porém, apresentando diferenças temporais nas folhas (figura 1k) e no caule (figura 1l) de *Ocotea* e *Protium*, mas não em *Clusia*. Com isso, o teor médio de amido das espécies de restinga na estação chuvosa dobrou em relação a seca, nos dois órgãos vegetativos que mostraram IP semelhante entre si (figuras 1k,l). Diferente dos CNE e AS que mostraram maiores valores em folhas, os teores de amido caulinares se apresentaram ligeiramente superiores em relação às folhas. Em comparação aos AS, o amido mostrou ser o carboidrato menos representativo dentre os CNE, correspondendo a menos que 20% da fração dos CNE (figura 3a). E sem grandes diferenças temporais para as espécies dos dois ecossistemas (figura 3a).

Decompondo os AS (glicose + frutose e sacarose), variações temporais ocorreram em algumas espécies de manguezal. O teor de glicose + frutose de folhas de *L. racemosa* foi maior na estação chuvosa (figura 2a) e do caule de *Rhizophora* na estação seca (figura 2b). Mesmo assim, esses resultados não causaram diferenças temporais nas médias de glicose + frutose das folhas e caules de suas espécies (figuras 2a,b). Quanto às espécies de restinga, mesmo com a ausência de influência das variações temporais dos componentes climáticos em folhas de *Protium* (figura 2c), diferenças temporais ocorreram nos teores médios de glicose + frutose com maiores valores na estação chuvosa. Mesmo resultado foi observado em caule sendo que diferenças temporais ocorreram nas três espécies. Em folhas das espécies de restinga os teores destes monossacarídeos na estação chuvosa mostraram-se 34% superior em relação aos valores da estação seca. Em caule esse valor foi bem superior representando 124% o valor observado na estação seca. Comparando folhas e caule das espécies de restinga, notam-se valores semelhantes do IP entre esses órgãos. Como constatado com os teores de CNE e AS, as folhas das espécies dos dois ecossistemas acumularam mais monossacarídeos em relação ao caule. Mais uma vez, os teores de glicose + frutose foliares e caulinares das espécies

de restinga mostraram-se superiores em relação as espécies de manguezal. Em relação ao amido, os teores de glicose + frutose foliar e caulinar das espécies dos dois ecossistemas mostraram-se mais representativos, com valores $\leq 15\%$ MS. A glicose + frutose compreendeu a maior fração dos AS correspondendo, aproximadamente, a 82% dos AS de folhas e caule das espécies dos dois ecossistemas (figura 3b). E sem grandes diferenças entre as estações do ano.

A concentração de sacarose das espécies de manguezal seguiu o mesmo comportamento dos CNE, AS, amido e glicose + frutose ao mostrar ausência de diferença entre as estações, tanto nas folhas quanto no caule (figuras 2e,f). Quanto às espécies de restinga, as folhas de *Clusia* e *Protium* (figura 2g) mostraram variações temporais dos teores de sacarose com maiores valores na estação chuvosa o que elevou a média das espécies de restinga em 47% o valor observado na estação seca. Quanto ao caule, as espécies *Clusia* e *Ocotea* também apresentaram diferenças temporais no teor de sacarose com maiores valores na estação chuvosa (figura 2h). Esse resultado elevou a média de sacarose caulinar nesse período em 50% o valor da estação seca. Esses resultados refletiram no maior IP do caule, das espécies de restinga, em relação as folhas. Como relatado para os CNE, AS, amido e os monossacarídeos (glicose + frutose), as folhas das espécies dos dois ecossistemas apresentaram teores de sacarose superiores aos valores do caule. Da mesma forma, os teores médios de sacarose das espécies de restinga mostraram-se superiores em relação as espécies de manguezal. Como o amido, os teores de sacarose foliar e caulinar das espécies dos dois ecossistemas corresponderam uma porção muito baixa da massa seca com valores $\leq 4,4\%$ MS. Em comparação com os monossacarídeos, os teores de sacarose compreenderam a menor fração dos AS. A sacarose das folhas e caules das espécies dos dois ecossistemas representaram, aproximadamente, 20% de AS (figura 3b).

Polímeros de parede celular (PPC) - Os teores de celulose nas espécies de manguezal só mostraram variações temporais em *Avicennia* exibindo maiores valores na estação seca, tanto nas folhas quanto no caule (figuras 3a; b). No entanto, esse resultado não causou diferenças nos teores médios de celulose das espécies entre as estações do ano. Variações temporais ocorreram no teor de celulose em folhas (figura 3c) e caules (figura 3d) nas três espécies de restinga, com maiores valores na estação chuvosa e com grandes diferenças em relação a estação seca. O teor médio de celulose de folhas na estação chuvosa mostrou-se 75% superior ao valor da seca (figura 3c) enquanto em caule essa diferença quase que dobrou, aumentando em 90% o valor. Comparando o IP entre os órgãos, verificaram-se valores semelhantes entre folhas e caule nas espécies de restinga ficando próximo de 0.5 (figuras 3c,d). Quanto as hemiceluloses, nenhuma diferença foi visualizada em seus teores entre as estações nos dois órgãos vegetativos das espécies de manguezal (figuras 3e,f) e de restinga (figuras 3g,h). Semelhante as hemiceluloses nas espécies de manguezal, nenhuma diferença foi observada nos teores de lignina em folhas e caules nas espécies deste ecossistema (figuras 3i,j). Já nas espécies de restinga, os teores de lignina de folhas de *Clusia* e *Protium* e de caule das três espécies deste ecossistema mostraram variação temporal refletindo em maiores teores médios na estação seca (figura 3l). O teor médio de lignina nas folhas e nos caules das espécies de restinga nesse período mostrou serem 48 e 35%, respectivamente, superior

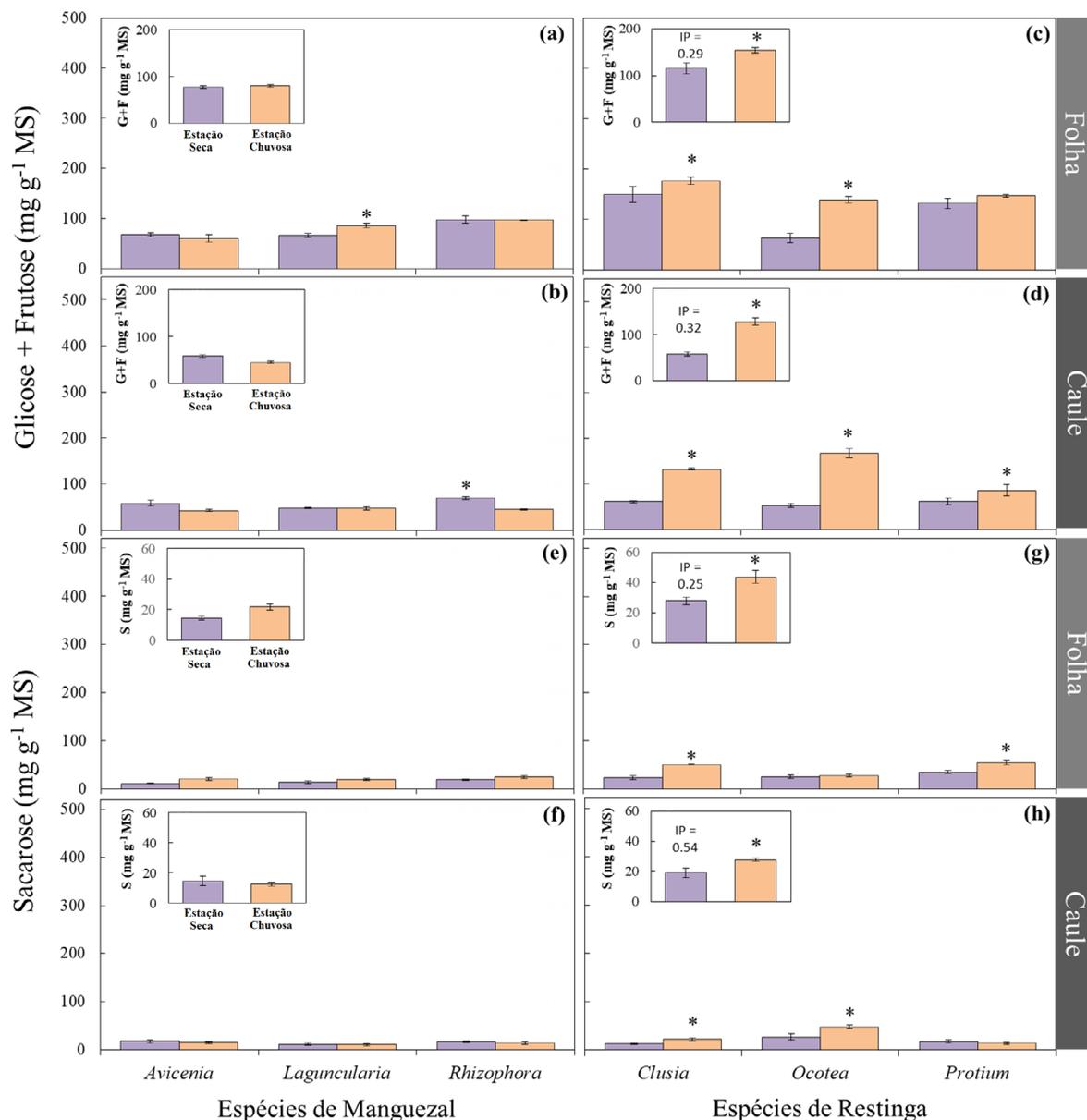


Figura 2. Concentrações dos componentes dos açúcares solúveis (glicose, frutose e sacarose) em amostras de folhas e caule de espécies arbóreas da vegetação do ecossistema manguezal (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn e *Rhizophora mangle* L.) e restinga (*Clusia hilariana* Schldtl, *Protium icicariba* (DC.) Marchand e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) da região sudeste do Brasil. As coletas foram realizadas na estação seca

(■) de 2016 e estação chuvosa (■) de 2017. O gráfico (a) é glicose+frutose (G+F) foliar e (b) é G+F caulinar das espécies de manguezal; (c) é G+F foliar e (d) G+F caulinar das espécies de restinga; o gráfico (e) é sacarose (S) foliar e (f) é S caulinar das espécies de manguezal; (g) é S foliar e (h) é S caulinar das espécies de restinga. Os gráficos menores e sobrescritos representam a média das concentrações de G, F e S foliar e caulinar das espécies da vegetação dos dois ecossistemas, na estação seca e chuvosa. A barra vertical representa o erro padrão da média ($n = 5$ por espécie e $n = 15$ por estação do ano). Dois asteriscos representam diferença significativa entre as estações do ano ($P < 0.05$, análise de variância (ANOVA) com teste de Tukey).

Figure 2. Soluble sugars components (glucose, fructose and sucrose) concentrations in leaves and stem of three mangrove trees (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn and *Rhizophora mangle* L.) and three restinga trees (*Clusia hilariana* Schldtl, *Protium icicariba* (DC.) Marchand and *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) ecosystem of south-eastern Brazil in dry season (■) of 2016 and rainy season (■) of 2017. The graphic (a) is leaf glucose+fructose (G+F) and (b) is stem G+F of mangrove species; (c) is leaf G+F and (d) is stem G+F concentrations of restinga species; the graphic (e) is leaf sucrose (S) and (f) is stem S of mangrove species; (g) is leaf S and (h) is stem S concentrations of restinga species. The smaller and overwritten graphs represent the means of G, F and S concentrations in leaf and stem in dry and rainy season in each ecosystem. The vertical bars represent the standard error of the mean ($n = 5$ by species and $n = 15$ by season of year). Two asterisks represent significant differences between the seasons ($P < 0.05$, analysis of variance (ANOVA) with Tukey's test).

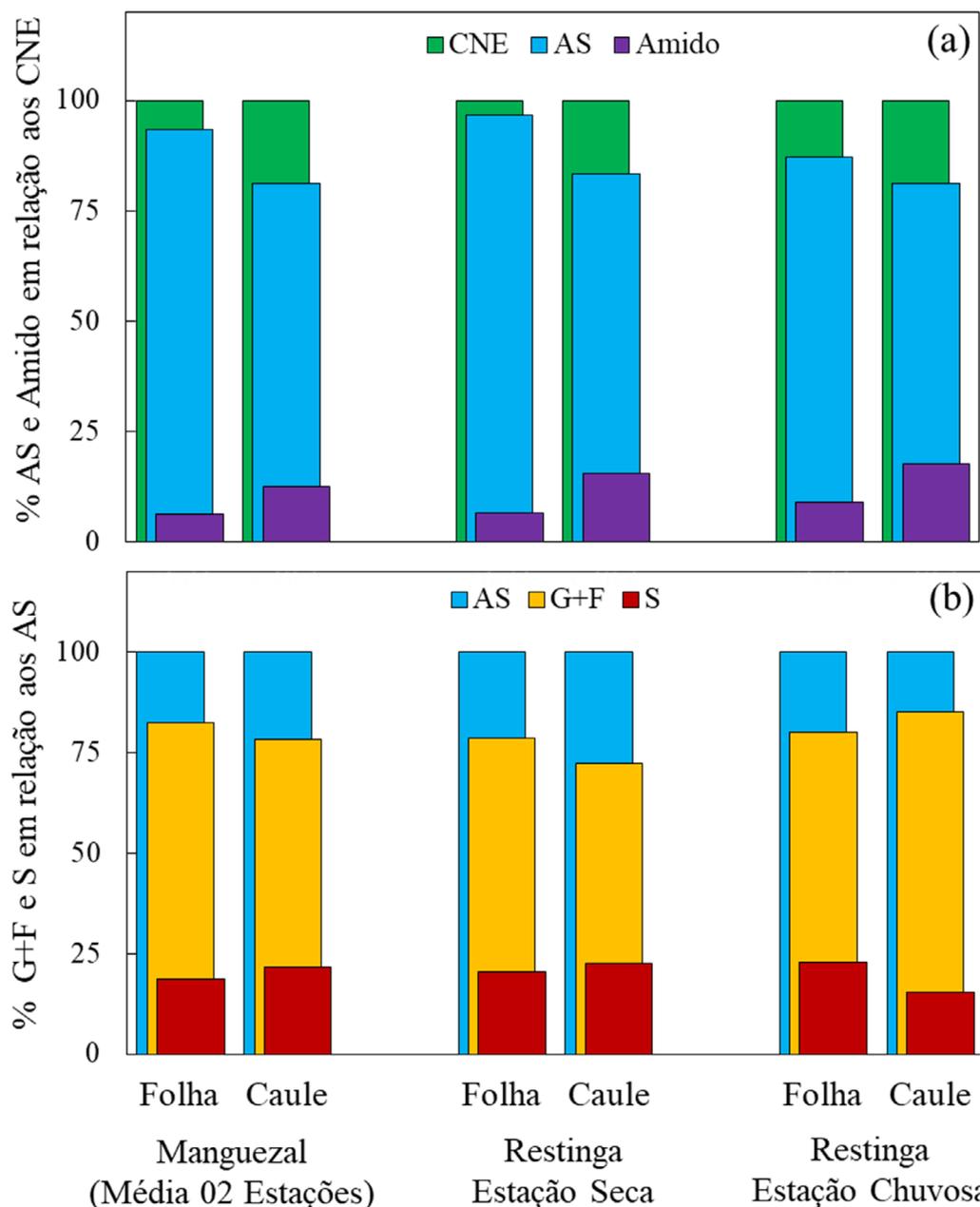


Figura 3. Componentes dos carboidratos não estruturais (CNE) e açúcares solúveis (AS) em amostras de folhas e caule de espécies arbóreas da vegetação do ecossistema manguezal (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn e *Rhizophora mangle* L.) e restinga (*Clusia hilariana* Schltld, *Protium icicariba* (DC.) Marchand e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) da região sudeste do Brasil. As coletas foram realizadas na estação seca de 2016 e estação chuvosa de 2017. O gráfico (a) é porcentagem (%) de AS e amido em relação aos CNE (■ é CNE, ■ é AS, ■ é amido) das estações do ano devido à falta de diferença entre esses dois períodos; o gráfico (b) é a média da % de G+F (glicose+frutose) e S (sacarose) em relação aos AS (■ é AS, ■ é G+F, ■ é S) foliar e caulinar na estação seca e chuvosa.

Figure 3. Components of non-structural carbohydrates (NSC) and soluble sugars (SS) in leaves and stem of three mangrove trees (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn and *Rhizophora mangle* L.) and three restinga trees (*Clusia hilariana* Schltld, *Protium icicariba* (DC.) Marchand and *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) ecosystem of south-eastern Brazil in dry season of 2016 and rainy season of 2017. The graphic (a) is the mean of percentage (%) of soluble sugars (SS) and starch in relation to NSC (■ is NSC, ■ is SS and, ■ is starch) of dry and rainy season due to the lack of difference between these two seasons; the graphic (b) is the mean of % of G+F (glucose+fructose) and S (sucrose) in relation to SS (■ is SS, ■ is G+F and, ■ is S) of leaf and stem of dry and rainy season.

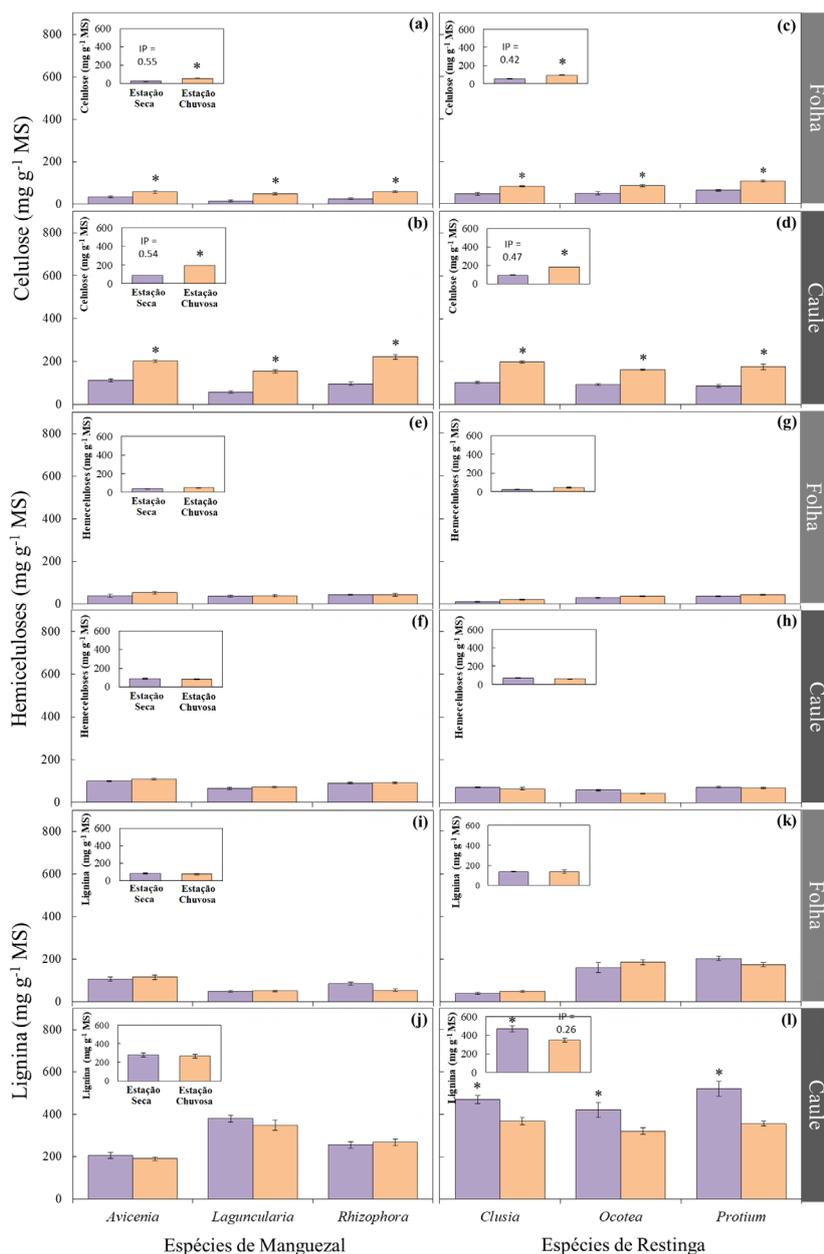


Figura 4. Concentração de polímeros de parede celular em amostras de folhas e caule de espécies arbóreas da vegetação do ecossistema manguezal (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn e *Rhizophora mangle* L.) e restinga (*Clusia hilariana* Schldtl, *Protium icicariba* (DC.) Marchand e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) da região sudeste do Brasil. As coletas foram realizadas na estação seca (■) de 2016 e estação chuvosa (■) de 2017. O gráfico (a) é celulose foliar e (b) é celulose caulinar das espécies de manguezal; (c) é celulose foliar e (d) é celulose caulinar das espécies de restinga; o gráfico (e) é hemiceluloses foliar e (f) é hemiceluloses caulinar das espécies de manguezal; (g) é hemiceluloses foliar e (h) é hemiceluloses caulinar das espécies de restinga; o gráfico (i) é lignina foliar e (j) é lignina caulinar das espécies de manguezal; (k) é lignina foliar e (l) é a lignina caulinar das espécies de restinga. Os gráficos menores e sobrescritos representam a média das concentrações de celulose, hemiceluloses e lignina foliar e caulinar das espécies da vegetação dos dois ecossistemas, na estação seca e chuvosa. A barra vertical representa o erro padrão da média ($n = 5$ por espécie e $n = 15$ por estação do ano). Asterisco representa diferença significativa entre as estações do ano ($P < 0.05$, análise de variância (ANOVA) com teste de Tukey).

Figure 4. Cell wall polymers concentrations in leaves and stem of three mangrove trees (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn and *Rhizophora mangle* L.) and three restinga trees (*Clusia hilariana* Schldtl, *Protium icicariba* (DC.) Marchand and *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) ecosystem of south-eastern Brazil in dry season (■) of 2016 and rainy season (■) of 2017. The graphic (a) is leaf cellulose and (b) is stem cellulose of mangrove species; (c) is leaf cellulose and (d) is stem cellulose concentrations of restinga species; the graphic (e) is leaf hemicelluloses and (f) is stem hemicelluloses concentrations of mangrove species; (g) is leaf hemicelluloses and (h) is stem hemicelluloses concentrations of restinga species; the graphic (i) is leaf lignin and (j) is stem lignin of mangrove species; (k) is leaf lignin and (l) is stem lignin concentrations of restinga species. The smaller and overwritten graphs represent the means of cellulose, hemicelluloses and lignin concentrations in leaf and stem in dry and rainy season in each ecosystem. The vertical bars represent the standard error of the mean ($n = 5$ by species and $n = 15$ by season of year). Two asterisks represent significant differences between the seasons ($P < 0.05$, analysis of variance (ANOVA) with Tukey's test).

ao da estação chuvosa. Como a celulose, o IP de folhas e caule das espécies de restinga mostra-se semelhantes entre si e inferior a 0.4.

Diferente dos CNE mais concentrados em folhas das espécies dos dois ecossistemas e nas duas estações do ano, os teores de celulose, hemiceluloses e lignina mostraram-se mais elevados em caule independente do ecossistema e da estação. Outro destaque está na proporção dos PPC. A lignina mostrou ser o polímero de parede celular mais representativo seguido de celulose e hemiceluloses, tanto em folhas quanto em caules das espécies dos dois ecossistemas. Semelhante aos CNE e seus componentes, mais concentrados em espécies de restinga, os teores de celulose e lignina das espécies de restinga mostram-se superior em relação as espécies de manguezal, tanto nas folhas quanto no caule. Para as hemiceluloses, seus teores mostraram-se semelhantes entre os dois ecossistemas, independente do órgão vegetativo.

De maneira geral, os PPC nas espécies de manguezal corresponderam, aproximadamente, a 17% MS de folhas (4% celulose, 5% hemiceluloses e 8% lignina) e 50% MS do caule (14% celulose, 8% hemiceluloses e 28% lignina). Para as espécies de restinga, esses valores mostram-se superiores chegando a representar cerca de 24% MS das folhas (7% celulose, 3% hemiceluloses e 14% lignina) e 60% MS do caule (14% celulose, 6% hemiceluloses e 40% lignina).

As razões entre os PPC mostraram diferenças temporais para celulose/lignina e, falta de variação para celulose/hemiceluloses e hemiceluloses/lignina (tabela 1). Nas folhas e no caule das espécies dos dois ecossistemas, a razão celulose/lignina foi menor na estação seca e maior na chuvosa. Isto ocorreu mais em função da variação temporal da celulose do que da lignina, com maiores valores de celulose na estação chuvosa. Como relatado anteriormente, a lignina só mostrou variação temporal no caule das espécies de restinga, apresentando maior valor na estação seca. A diferença temporal da razão celulose : lignina também mostrou particularidades entre os órgãos vegetativos dentro de cada ecossistema. Para as espécies de manguezal, a razão celulose : lignina foliar da estação chuvosa representou 177% do valor da seca, enquanto no caule esse valor foi menor, mas mesmo assim elevado (122%). Com relação as espécies de restinga, o aumento da razão celulose/lignina em folhas na estação chuvosa, foi o mais baixo e menor em relação às espécies do manguezal, representando um aumento de 52% em relação ao valor da estação seca. Já para o caule, a razão celulose/lignina da estação chuvosa ficou próximo aos das espécies do manguezal, correspondendo a 152% o valor da seca. Outro resultado interessante está na comparação entre folhas e caule dentro de cada ecossistema. Enquanto para as espécies do ecossistema manguezal, os valores de celulose/lignina de folhas mostraram-se próximos aos valores do caule, independente da estação do ano. Para as espécies de restinga, os valores entre os órgãos vegetativos mostram-se distantes entre si com as folhas detendo valores superiores em relação ao caule, tanto na estação seca quanto na chuvosa. Analisando a razão amido/lignina, nota-se falta de variação temporal nas folhas e caule das espécies de manguezal. Nota-se, ainda, que a razão amido/lignina em caules foi inferior ao da folha, demonstrando maior mobilização do amido na lignificação do caule das espécies

de manguezal. Mesmo comportamento foi observado com as espécies de restinga. Porém, com variação temporal e, nos dois órgãos. A razão amido/lignina nas folhas e caule das espécies de restinga na estação chuvosa dobrou em relação a seca. Isso significa que maior lignificação em detrimento do amido ocorreu na estação seca.

Tabela 1. Razão dos polímeros de parede celular (celulose/lignina; celulose/hemiceluloses e hemiceluloses/lignina) em folhas e caule de três espécies arbóreas do ecossistema manguezal (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn e *Rhizophora mangle* L.) e restinga (*Clusia hilariana* Schltld, *Protium icariba* (DC.) Marchand e *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) da região sudeste do Brasil. As coletas foram realizadas na estação seca de 2016 e estação chuvosa de 2017. \pm representa o erro padrão da média ($n = 5$ por espécie e $n = 15$ por estação do ano). Dois asteriscos representam diferença significativa entre as estações do ano ($P < 0.05$, análise de variância (ANOVA) com teste de Tukey).

Table 1. Cell wall polymers ratio (cellulose/lignin; cellulose/hemicelluloses and hemicelluloses/lignin) in leaf and stem of three mangrove trees (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn and *Rhizophora mangle* L.) and three restinga trees (*Clusia hilariana* Schltld, *Protium icariba* (DC.) Marchand and *Ocotea notata* (Nees & Mart.) Mez) ecosystem of south-eastern Brazil in dry season of 2016 and rainy season of 2017. The \pm represent the standard error of the mean ($n = 5$) by species and $n = 15$ by season of year). Two asterisks represent significant differences between the seasons ($P < 0.05$, analysis of variance (ANOVA) with Tukey's test).

Ecossistema	Órgão	Estação Seca	Estação Chuvosa
		Celulose/lignina	
Manguezal	Folha	0.31 \pm 0.07	0.86 \pm 0.09*
	Caule	0.36 \pm 0.08	0.78 \pm 0.06*
Restinga	Folha	0.61 \pm 0.03	0.93 \pm 0.08*
	Caule	0.24 \pm 0.04	0.53 \pm 0.07*
Celulose/hemiceluloses			
Manguezal	Folha	0.63 \pm 0.07	0.55 \pm 0.09
	Caule	1.01 \pm 0.08	0.96 \pm 0.06
Restinga	Folha	1.54 \pm 0.03	1.70 \pm 0.08
	Caule	1.42 \pm 0.04	1.69 \pm 0.07
Hemiceluloses/lignina			
Manguezal	Folha	0.54 \pm 0.07	0.66 \pm 0.09
	Caule	0.34 \pm 0.08	0.37 \pm 0.06
Restinga	Folha	0.22 \pm 0.03	0.29 \pm 0.08
	Caule	0.17 \pm 0.04	0.18 \pm 0.07
Amido/lignina			
Manguezal	Folha	0.08 \pm 0.001	0.10 \pm 0.001
	Caule	0.04 \pm 0.001	0.03 \pm 0.000
Restinga	Folha	0.07 \pm 0.001	0.15 \pm 0.00*
	Caule	0.03 \pm 0.000	0.10 \pm 0.00*

Discussão

Carboidratos não estruturais (CNE) - Os resultados validaram a hipótese de que os reservatórios de CNE das espécies de manguezal são menos influenciados pelas variações temporais do clima em curto prazo. Mais que isso, as espécies de manguezal não mostraram nenhuma variação temporal nos teores de CNE. Já nas espécies de restinga, os reservatórios de CNE mostraram expressiva sensibilidade às variações temporais do clima. Mas, com maiores valores na estação chuvosa, e não na estação seca como hipotetizado por nós. Quanto aos PPC, rejeitou-se a hipótese de possível mobilização das hemiceluloses na estação seca. Na verdade, esse PPC não mostrou variação temporal nas espécies dos dois ecossistemas. Outro resultado inesperado foi a celulose e a lignina das espécies de restinga mostrarem influência temporal do clima.

A falta de sensibilidade das espécies de manguezal às variações temporais do clima parece estar associada com o constante encharcamento e elevada salinidade deste ambiente costeiro (Clough 2013). Outra possível causa pode ter relação com a falta de influência dos fatores climáticos na fotossíntese de suas espécies (Falqueto *et al.* 2008). Consequentemente, os fotossintatos (AS) também se mantiveram constantes entre as estações do ano e em níveis baixos típicos de plantas que se desenvolvem em ambientes alagadiços (Medina *et al.* 2006).

Quanto às espécies de restinga, o menor teor de CNE na estação seca não era esperado uma vez que condições ambientais limitantes do crescimento como estiagem e frio tendem a estimular o acúmulo de AS (Würth *et al.* 2005, Hartmann & Trumbore 2016, Martínez-Vilalta *et al.* 2016). Provavelmente, durante o período de estiagem e de menores temperaturas da área experimental da restinga, uma maior fração dos CNE pode ter sido utilizada para a respiração celular, visando a manutenção mínima das atividades metabólicas necessárias para garantir a sobrevivência das plantas na estação seca. O maior teor de AS das espécies de restinga na estação chuvosa pode ter relação com a maior assimilação do CO₂ estimulada pela elevação da temperatura e precipitação desse período (Scarano & Ceoto 2015), refletindo no maior teor de fotossintatos nessa estação do ano. Com isso, os fotossintatos excedentes poderiam ter sido armazenados na forma de amido (Martínez-Vilalta *et al.* 2016).

Com relação ao amido, as espécies dos dois ecossistemas responderam de forma diferenciada às variações temporais do clima. Semelhante aos AS, as espécies de manguezal também não mostraram diferenças no teor de amido entre as estações do ano. Já para as espécies de restinga os teores de amido aumentaram na estação chuvosa conforme observado em outras arbóreas (Hartmann & Trumbore 2016, Martínez-Vilalta *et al.* 2016). Esse comportamento pode ser interpretado como uma estratégia ecológica. Com a chegada dos meses de estiagem e frio o amido pode ser mobilizado fornecendo glicose para as atividades celulares vitais e ajustes osmóticos (Hummel *et al.* 2010) mantendo, assim, o metabolismo crítico das estações mais secas do ano. Ao se estabelecerem as condições ambientais adversas desse período, o amido deve ter sido mobilizado para atender as demandas energéticas mínimas do metabolismo garantindo assim a sobrevivência das plantas nos meses de precipitação e temperatura mais baixas como amplamente relatado (Würth *et al.* 2005, Hartmann & Trumbore 2016, Martínez-Vilalta *et al.* 2016). Isso pode

ter culminado no maior consumo de moléculas energéticas na estação seca e, conseqüentemente, na redução dos AS das espécies de restinga neste período do ano. Embora o amido seja mais rapidamente esgotado do que AS sob estresse severo (Garcia-Forner *et al.* 2016), no presente estudo não identificamos tal ocorrência.

Comparando os dois ecossistemas costeiros, as espécies de restinga se destacaram pelos maiores teores de CNE, tanto nas folhas quanto no caule. Isso pode ser justificado pela propriedade hídrica diferenciada dos solos dos dois ecossistemas. Enquanto as plantas de manguezal são continuamente supridas de abundante água, mesmo sendo salina (Clough 2013), por outro lado, a restrição de água tem sido apontada como fator limitante da produção da vegetação de restinga (Scarano & Ceoto 2015). Os solos arenosos da restinga favorecem maior drenagem de água da chuva e, conseqüentemente, uma redução no potencial de água dos órgãos vegetativos de suas espécies pode ser estabelecida (Gessler *et al.* 2008). Como estratégia de evitar a dessecação, algumas arbóreas tropicais estabelecidas em solos bem drenados acumulam solutos osmorreguladores, dentre os quais glicose, frutose e sacarose (Macieira *et al.* 2020), como constatado nas espécies de restinga. Dentre esses três carboidratos, a glicose e frutose parecem estarem mais envolvidas no ajuste osmótico (Li *et al.* 2016) daí a maior representatividade desses monossacarídeos em relação a sacarose nas espécies dos dois ecossistemas costeiros desse presente estudo.

Comparando os dois órgãos vegetativos, constatou-se maiores teores de glicose + frutose e sacarose foliar em relação ao caulinar nas espécies dos dois ecossistemas e nas duas estações do ano. Essa maior força da fonte em relação ao dreno era esperada uma vez que a folha é reconhecida como o órgão de maior atividade metabólica (Martínez-Vilalta *et al.* 2016). Outra explicação plausível é de que a maior atividade da fonte em relação ao dreno pode ter associação com a função dos AS na manutenção de turgor das células das folhas preponderantes em relação as células caulinares (Sala & Mencubcini 2014). E por último, de que a maior atividade da fonte esteja sob controle da demanda do dreno na construção da biomassa do tronco expressiva em arbóreas tropicais.

Ainda com relação as diferenças no balanço do carbono entre fonte e dreno, a maior amplitude das oscilações temporais dos CNE no caule das espécies de restinga não era esperada em virtude das particularidades metabólicas das folhas descritas anteriormente. Isso sugere um papel importante do dreno na dinâmica temporal de AS em espécies de restinga. Além do controle ambiental, as variações temporais de AS também estão sujeitas as fases de crescimento envolvendo dormência e retomada do desenvolvimento das gemas apicais (Würth *et al.* 2005, Hartmann & Trumbore 2016). Nesse sentido, parece que a amplitude temporal dos estoques de carbono nas folhas das espécies de restinga parece não ter sido suficiente para atender as demandas metabólicas das fases de dormência e crescimento. Com isso, coube então ao caule exercer a função de reserva temporária de CNE. Essa possibilidade é sustentada por um estudo ao mostrar que caules e ramos de arbóreas são capazes de armazenar até 80% de CNE (Würth *et al.* 2005). Segundo Hoch (2015) a quantidade de carbono não estrutural armazenada em caules e ramos seria suficiente para reconstruir o dossel de aproximadamente 60% de espécies perenes tropicais.

Polímeros de parede celular (PPC) - Embora os PPC de arbóreas pareçam ser menos suscetíveis às variações ambientais devido a sua natureza rígida imposta pelas fortes interações entre as microfibrilas (Locosselli & Buckeridge 2017), há indicações de que as proporções de hemiceluloses, lignina (Vanholme *et al.* 2010, Hamann, 2012, Hoch 2015) e celulose (Le Gall *et al.* 2015) podem, sim, ser modificadas pelas condições adversas do meio. Nesse aspecto, as espécies dos dois ecossistemas aqui investigadas mostraram respostas específicas em relação as variações temporais do clima. Por um lado, as espécies de restinga mostrando forte sensibilidade da celulose e lignina às variações temporais do clima e, do outro, a aparente indiferença ambiental desses dois PPC, bem como das hemiceluloses, nas espécies de manguezal. A falta de sensibilidade temporal das espécies de manguezal era esperada por elas se estabelecerem em um ambiente sob elevada tensão ambiental (Clough 2013) conjugado com a contínua disponibilidade de água. Sob tais circunstâncias ambientais, os PPC tendem a manter-se em proporções constantes (Le Gall *et al.* 2015), mesmo sob variações temporais de temperatura, irradiância solar e precipitação como constatado no presente estudo.

Contrariando a informação de que a celulose é pouco influenciada pelas alterações físicas e químicas do meio (Le Gall *et al.* 2015), o que constatamos no presente estudo foi uma maior razão celulose/lignina nas espécies de restinga na estação chuvosa e uma inversão dessa razão na seca. Na estação chuvosa, o aumento do teor de celulose parece ter relação com a maior oferta de AS quando parte da glicose pode ter sido utilizada para a síntese deste PPC (Klein & Hoch 2015). Dos teores de AS não utilizados na síntese da celulose, uma fração é disponibilizada para o crescimento, restando um percentual mantido na forma de reservatório de carbono para os momentos críticos do crescimento (Martínez-Vilalta *et al.* 2016) como deve ter ocorrido na estação seca.

O declínio de lignina caulinar nas espécies de restinga na estação chuvosa parece ter associação com a maior precipitação nesta estação do ano, uma vez que a maior disponibilidade de água inibe a produção deste PPC (Le Gall *et al.* 2015), mesmo em presença da maior oferta de glicose, substrato da síntese de lignina (Novaes *et al.* 2010). Considerando o envolvimento da lignina na firmeza da parede celular (Thomas & Martin 2012), e por representar o principal constituinte da parede celular das espécies de restinga, a redução da lignina na estação chuvosa pode ter contribuído para o aumento da extensibilidade da parede e turgor celular das folhas (Le Gall *et al.* 2015) associados a maior atividade metabólica como a fotossíntese.

A maior proporção da lignina em detrimento do amido em espécies de restinga na estação seca, confirma a relação antagonista da biossíntese destes dois polímeros em condições ambientais desfavoráveis ao crescimento como restrição hídrica e baixa temperatura (Le Gall *et al.* 2015) característico desse período nas áreas experimentais do presente estudo. Da mesma forma, a lignificação dos tecidos das espécies de restinga em detrimento da celulose, na estação seca, está em concordância com alguns estudos que indicam aumento da deposição deste composto fenólico em condições ambientais desfavoráveis ao crescimento (Vanholme *et al.* 2010, Hamann 2012). Sob tais condições limitantes do crescimento, a razão inversa entre celulose e lignina (< celulose e > lignina) assim como amido e lignina (< amido e > lignina) na estação seca parece se configurar como uma estratégia de tolerância e

sobrevivência das espécies de restinga nessa estação do ano, no sentido de aumentar a eficiência no uso da água. Sob restrição hídrica, uma maior deposição de lignina no xilema secundário pode ocorrer, beneficiando a absorção radicular e transporte de água nos vasos devido a propriedade hidrófila da lignina (Novaes *et al.* 2010). Nas folhas, a lignificação pode ter desempenhado importante papel nas relações hídricas nas espécies de restinga na estação seca. Ao se depositar na superfície da folha, a lignina eleva a resistência à perda de água transpirada pela epiderme (Vanholme *et al.* 2010) elevando a economia de água na estação de baixa precipitação.

Num ponto as espécies dos dois ecossistemas se assemelharam: na estabilidade das hemiceluloses na estação seca e chuvosa. Diferente de algumas espécies temperadas que mostraram ciclagem de hemiceluloses nas estações do ano sob maior temperatura e precipitação (Vanholme *et al.* 2010, Hamann 2012, Hoch 2015), as hemiceluloses das espécies dos dois ecossistemas costeiros do presente estudo permaneceram inalteráveis em relação as variações temporais do clima. Esse resultado pode ser atribuído a pequena fração das hemiceluloses correspondendo apenas a 3-8% MS de folhas e caule das espécies dos dois ecossistemas costeiros. Em arbóreas temperadas (Schädel *et al.* 2009, 2010) e em algumas tropicais mais afastadas da costa litorânea (Macieira *et al.* 2020), as hemiceluloses são mais expressivas chegando a representar 15-25% MS de folhas e tronco.

O ajuste temporal dos AS e amido das espécies de restinga confirma a compreensão de que, dependendo das condições ambientais, período excedente e de déficit de carbono podem ocorrer (Martínez-Vilalta *et al.* 2016) como parte das estratégias fisiológicas visando a sobrevivência das plantas na estação assinalada por menor precipitação e temperatura. Dentre esses fatores climáticos, a precipitação parece ter efeito preponderante na dinâmica da alocação de carbono das espécies de restinga uma vez que sua amplitude entre as estações do ano mostrou-se superior em relação a temperatura. Com relação ao manguezal, como esse ambiente é suprido de abundante água durante todo o ano, suas espécies não expressaram necessidade em desenvolver fases de acúmulo e de mobilização de reservatórios de carbono estrutural e não estrutural. Por isso, para o manguezal, parece que a temperatura não seja o componente climático principal de regulação da dinâmica do carbono. Uma possível intensa perturbação no regime hídrico prevista para as próximas décadas poderá sustentar ou não tal afirmativa.

Conclusões

De tudo, constatamos a função dupla dos AS e amido em espécies de restinga agindo como reservatórios de carbono na estação chuvosa com possibilidade de ajustes osmóticos e metabólicos na estação seca. No entanto, não foi possível identificar qual dessas frações de CNE seja metabolizado imediatamente na estação do ano de baixa precipitação e temperatura. De qualquer modo, concentrações de AS e de amido devem ser mantidas acima de um limite crítico para garantir a sobrevivência das plantas quando expostas a condições ambientais adversas (Dietze *et al.* 2014, Sala & Mencubcini 2014, Körner 2015). Nesse sentido, os CNE em folhas de restinga na estação seca representaram 15% MS das folhas e 10% MS do caule, constituídos, basicamente de 93%

MS de AS (73% glicose + frutose e 27% sacarose) e 7% MS de amido. A dinâmica do acúmulo de celulose em folhas e caule das espécies de restinga na estação chuvosa e de lignina em caules na estação seca dependente, respectivamente, dos AS e do amido poderá ser mais bem compreendida mediante uma análise mais detalhada utilizando materiais coletados mensalmente, incluindo raiz e ramos, prolongando por três anos ou mais. Dessa forma, novas informações poderão contribuir na compreensão da dinâmica do carbono em espécies de ecossistemas costeiros.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (Proc. No. 207/2017), pelo suporte financeiro. O primeiro Autor agradece a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela concessão de Bolsa de Doutorado.

Contribuição dos Autores

Karina Tiussi Batisti Knupp: Coleta e análise das amostras biológicas, análise estatística dos dados, interpretação dos resultados e redação do manuscrito.

Bernardo Pretti Becacici Macieira: Planejamento do estudo, desenho experimental e revisão do manuscrito.

Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol: Supervisão do estudo, captação e gestão de recursos financeiros, correção e revisão crítica do manuscrito.

Conflitos de interesse

Não há conflitos de interesse

Literatura citada

- Amaral, L.I.V., Gaspar, M., Costa, P.M.F., Aidar, M.P.M. & Buckeridge, M.S.** 2007. A new rapid and sensitive enzymatic method for extraction and quantification of starch in plant material. *Hoehnea* 34: 425-431.
- Arenque, B.C., Grandis, A., Pocius, O., De Souza, A.P. & Buckeridge, M.S.** 2014. Responses of *Senna reticulata*, a legume tree from the Amazonian floodplains, to elevated atmospheric CO₂ concentration and waterlogging. *Trees - Structure and Function* 28(4): 1021-1034.
- Brendel, O., Losetta, P.P.M.G. & Stewart, D.** 2000. A rapid and simple method to isolate pure alpha cellulose. *Phytochemical Analysis* 11: 7-10.
- Buckeridge, M.S., Mortari, L.C. & Machado, M.R.** 2007. Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema? *In: Rego, G.M., Negrelle, R.R.B., & Morellato, L.P.C. (eds.) Fenologia - Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos. Embrapa Florestas, Colombo, pp.1-13.*
- Carmo, T.M.S., Almeida, R., Oliveira, A.R. & Xavier, S.Z.** 1998. Caracterização de um trecho do manguezal do rio da Passagem, Baía de Vitória, ES, Brasil. *In: Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. ACIESP, São Paulo, v. 1, pp. 6-16.*
- Carpita, N.C. & Kanabus, J.** 1987. Extraction of starch by dimethyl sulfoxide and quantitation by enzymatic assay. *Analytical Biochemistry* 161: 132-139.
- Clough, B.** 2013. Continuing the Journey Amongst Mangroves. ISME Mangrove Educational Book Series No. 1. International Society for Mangrove Ecosystems (ISME), Okinawa, Japan, and International Tropical Timber Organization (ITTO), Yokohama, Japan.
- Dietze, C.M., Sala, A., Carbone, M.S., Czimeczik, C.I., Mantooth, J.A., Richardson A.D. & Vargas, R.** 2014. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology* 65: 667-687.
- Dos Santos, W.D., Ferrarese, M.L., Nakamura, C.V., Mourão, K.S.M., Mangolin, C.A. & Ferrarese-Filho, O.** 2008. Soybean (*Glycine max*) root lignification induced by ferulic acid. The possible mode of action. *Journal of Chemical Ecology* 34: 1230-1241.
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A. & Smith, F.** 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Biochemistry* 28: 350-356.
- Dyderski, M.K., Paź, S., Frelich, L.E. & Jagodziński, A.M.** 2017. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology* 24(3): 1150-1163.
- Falqueto, A.R., Silva, D.M. & Fontes, R.V.** 2008. Photosynthetic performance of mangroves *Rhizophora mangle* and *Laguncularia racemosa* under field conditions. *Revista Árvore* 32(3): 577-582.
- Felton, A., Gustafsson, L., Roberge, J.M., Ranius, T., Hjältén, J., Rudolphi, J., Lindbladh, M., Weslien, J., Rist, L., Brunet, J. & Felton, A.M.** 2016. Climate change adaptation and mitigation strategies can threaten or enhance the biodiversity of production forests: Insights from Sweden. *Biological Conservation* 194: 11-20.
- Gabler, C.A., Osland, M.J., Grace, J.B., Stagg, C.L., Day, R.H., Hartley, S.B., Enwright, N.M., From, A.S., McCoy, M.L. & McLeod, J.L.** 2017. Macroclimatic change expected to transform coastal wetland ecosystems this century. *Nature Climate Change* 7: 142-147.
- Garcia-Forner, N., Sala, A., Biel, C., Savé, R. & Martínez-Vilalta, J.** 2016. Individual traits as determinants of time to death under extreme drought in *Pinus sylvestris* L. *Tree Physiology* 36(10): 1196-1209.
- Gessler, A., Nitschke, R., Mattos, E.A., Zaluar, H.L.T., Scarano, F.R., Rennenberg, H. & Lüttge U.** 2008. Comparison of the performance of three different ecophysiological life forms in a sandy coastal resting ecosystem of SE-Brazil: a nodulated N₂-fixing C₃-shrub (*Andira legalis* (Vell.) Toledo, a CAM-shrub (*Clusia hilariana* Schltdl.) and a tap root C₃-hemicryptophyte (*Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Ktze.). *Trees - Structure and Function* 22: 105-119.
- Hamann, T.** 2012. Plant cell wall integrity maintenance as an essential component of biotic stress response mechanisms. *Plant Physiology* 3(77): 1-5.
- Hartmann, H. & Trumbore, S.** 2016. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees- from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist* 211(2): 386-403.

- Hoch, G.** 2015. Carbon reserves as indicators for carbon limitation in trees. Beyschag Editors, Progress in Botany, Springer, Switzerland, pp. 321-346.
- Hummel, I., Pantin, F., Sulpice, R., Piques, M., Rolland, G., Dautzat, M., et al.** 2010. *Arabidopsis* plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis. *Plant Physiology* 154: 357-372.
- IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change** Climate Change: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. 2017.
- Klein, T. & Hoch, G.** 2015. Tree carbon allocation dynamics determined using a carbon as balance approach. *New Phytologist* 205: 147-159.
- Köppen, W.** 1948. *Climatologia: con un studio de los climas de la tierra.* Fondo de Cultura Económica, México.
- Körner, C.** 2015. Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology* 25: 107-114.
- Körner, C.** 2009. Responses of Humid Tropical Trees to Rising CO₂. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 61-79.
- Le Gall, H., Philippe, F., Domon, J., Gillet, F., Pelloux, J. & Rayon, C.** 2015. Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants* 4: 112-166.
- Li, N., Nianpeng, H., Yu, G., Wang, Q. & Sun, J.** 2018. Non-structural carbohydrates regulated by season and species in the subtropical monsoon broadleaved evergreen forest of Yunnan Province, China. *Scientific Reports* 8(1): 1083.
- Locosselli, G.M. & Buckeridge, M.S.** 2017. Dendrochemistry, a missing link to further understand carbon allocation during growth and decline of trees. *Trees - Structure and Function* 31(6): 1745-1758.
- Macieira, B.P.B., Locosselli, G.M., Buckeridge, M.S., Hartmann, H. & Cuzzuol, G.R.F.** 2020. Stem and leaf functional traits allow successional classification in six pioneer and non-pioneer tree species in the Tropical Moist Broadleaved Forests. *Ecological Indicators* 113: 106254.
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F.I. & Lloret F.** 2016. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs* 86(4): 495-516.
- McDowell, N.G., Fisher, R. & Xu, C.** 2013. Uncertainties and opportunities in modeling drought-associated vegetation mortality. *New Phytologist* 200: 304-321.
- McKee, K., Rogers, K. & Saintilan, N.** 2012. Response of salt marsh and mangrove wetlands to changes in atmospheric CO₂, climate, and sea level. *In: Global change and the function and distribution of wetlands.* Springer, Dordrecht, pp. 63-96.
- Medina C.L., Sanches, M.C., Tucci, M.L.S., Sousa, C.A.F., Cuzzuol, G.R.F. & Joly, C.A.** 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany* 104(4): 671-680.
- Novaes, E., Kirst, M., Chiang, V., Winter-Sederoff, H. & Sederoff, R.** 2010. Lignin and biomass: A negative correlation for wood formation and lignin content in trees. *Plant Physiology* 154: 555-561.
- Pereira, O.J.** 2003. Restinga: origem, estrutura e diversidade. *In: Jardim, M.A.G., Bastos, N.N.C. & Santos, J.U.M.* (eds.). *Desafios da botânica brasileira no novo milênio: inventário, sistematização e conservação da diversidade vegetal.* Museu Paranaense Emílio Goeldi, Embrapa, Belém, pp. 177-179.
- Pollock, C.J.** 1986. Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. *New Phytologist* 104: 1-24.
- Riazi, A., Matsuda, K. & Arslan, A.** 1985. Water-stress induced changes in concentrations of proline and other solutes in growing regions of young barley leaves. *Journal of Experimental Botany* 36: 1716-1725.
- Richardson, A.D., Carbone, M.S., Keenan, T.F., Czimczik, C.I., Hollinger, D.Y., Murakami, P., Schaberg, P.G. & Xu, X.** 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist* 197: 850-861.
- Sala, A. & Mencuccini, M.** 2014. Ecosystem science: plump trees win under drought. *Nature Climate Change* 4: 666-667.
- Scarano, F.R. & Ceotto, P.** 2015. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation* 24: 2319-2331.
- Schädel, C., Richter, A., Blöchl, A. & Hoch G.** 2009. Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break. *Tree Physiology* 29(7): 901-911.
- Schädel, C., Blöchl, A., Richter, A. & Hoch, G.** 2010. Quantification and monosaccharide composition of hemicelluloses from different plant functional types. *Plant Physiology and Biochemistry* 48(1): 1-8.
- Thomas, S.C. & Martin, A.R.** 2012. Carbon content of tree tissues: a synthesis. *Forests* (3): 332-352.
- Vanholme, R., Demedts, B., Morreel, K., Ralph, J. & Boerjan, W.** 2010. Lignin biosynthesis and structure. *Plant Physiology* 153: 895-905.
- Würth, M.K.R., Peláez-Riedl, S., Wright, S.J. & Körner, C.** 2005. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143: 11-24.

Recebido: 03.12.2019

Aceito: 10.11.2020

Editor Associado: Regina Maria de Moraes

